光周期和温度对草地螟滞育诱导的影响

黄少虹, 江幸福*, 罗礼智

(中国农业科学院植物保护研究所, 植物病虫害生物学国家重点实验室, 北京 100193)

摘要: 草地螟 *Loxostege sticticalis* 以老熟幼虫滞育越冬。在室内通过人工诱导的方法对其滞育的光周期和温度诱导条件进行了研究。结果表明:草地螟是一种典型的长日照发育型种类。光周期、温度及其交互作用均对草地螟滞育诱导具有重要影响, 其中光周期起主导作用, 温度伴随着光周期起作用。对幼虫滞育诱导最有效的光周期是 L12:D12; 随着温度的升高, 临界光周期呈缩短趋势(18℃除外)。18, 22, 26 和 30℃条件下幼虫滞育的临界日长依次为 13.97, 14.48, 13.92 和 12.88 h。光敏感实验揭示:21℃时草地螟对光照反应最敏感时期为幼虫孵化后的 11 ~ 17 d(约 5 龄幼虫), 但孵化后 7 ~ 11 d(约 4 龄幼虫)的短光照积累对提高滞育率也有重要作用, 可以将滞育率从 40.0% 提高到 90.0%。

关键词: 草地螟; 滞育; 光周期; 温度; 敏感虫期

中图分类号: Q968.1 **文献标识码**: A **文章编号**: 0454-6296(2009)03-0274-07

Effects of photoperiod and temperature on diapause induction in the beet webworm *Loxostege sticticalis* Linnaeus (Lepidoptera: Pyralidae)

HUANG Shao-Hong, JIANG Xing-Fu*, LUO Li-Zhi (State Key Laboratory for Biology of Plant Diseases and Insect Pests, Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100193, China)

Abstract: To study the effects of photoperiod and temperature on the diapause induction in the beet webworm *Loxostege sticticalis*, the interactive effects of temperature (18, 22, 26 and 30℃) and photoperiod (L8: D16, L10: D14, L12: D12, L14: D10 and L16: D8) on diapause induction in this moth were investigated by artificial induction method in the laboratory. The photoperiod played the key role in diapause induction in mature larvae, followed by temperature and their interaction. Photoperiod response in *L. sticticalis* showed that it is a typical long-day species with a critical day length of 13.97, 14.48, 13.92 and 12.88 h at 18, 22, 26 and 30℃ respectively. The day length of 12 h resulted in the highest diapause rate at all the experimental temperatures. The larvae of 11 to 17 days after hatching (about in the 5th instar) were most sensitive to the photoperiod, suggesting that the 5th instar is the most sensitive stage of diapause induction. However, the short daylight received by the 4th instar larvae was also important for the increase of their diapause rate, which can be increased from 40.0% to 90.0%.

Key words: *Loxostege sticticalis*; diapause; photoperiod; temperature; sensitive stage

草地螟 *Loxostege sticticalis* 是我国华北、东北和西北地区农牧业生产的重要害虫(罗礼智等, 1993a, 1996)。自新中国成立以来已先后 3 次周期性暴发成灾, 给我国农牧业生产造成了重大经济损失, 也成为制约我国三北地区农牧业生产发展的瓶颈问题(罗礼智等, 1996, 1998, 2004; 屈西锋等, 1999)。特别是自 1996 年进入第 3 个危害周期以来, 草地螟发生危害呈现程度加重、范围扩大、持续时间延长等特点, 如 2008 年 1 代草地螟成虫在内蒙古、黑龙江、河北、山西、吉林、辽宁等北方农牧区

基金项目:国家科技支撑计划项目(2005BA529A03, 2005BA529A04); 农业部财政项目

作者简介:黄少虹, 1984 年生, 内蒙古人, 硕士研究生, 研究方向为农业昆虫与害虫综合治理, E-mail: huangshaohong84@163.com

*通讯作者 Author for correspondence, E-mail: xfjiang@ippcaas.cn

收稿日期 Received: 2008-10-13; 接受日期 Accepted: 2008-12-17

全面暴发，并迁入到北京、天津等地，涉及250多个县(区、市)、面积达1.84亿亩(http://cb.natesc.gov.cn/Html/2008-8-7/28092_28790_2008-8-7_50221.html)。草地螟暴发成灾除了与近年来我国北方农牧区生态条件和气候变化相关外，一个重要的原因是由于草地螟既具有远距离迁飞又具有冬季滞育的习性，导致对大发生虫源性质认识不清，特别是对草地螟冬季滞育越冬规律、滞育特性及其影响因素缺乏系统研究，限制了对其越冬区域以及有效越冬虫源基数的准确认识，和以此为基础对翌年种群发生的预测预报技术的发展，从而影响了测报与防治措施的科学及时实施。

光周期和温度与草地螟滞育的关系是分析越冬虫源、越冬区划、预测翌年种群发生和科学防治决策的重要基础。尽管国外已经明确滞育的老熟幼虫是草地螟越冬的唯一方式(Pepper，1938)，并阐述了光周期和温度对草地螟滞育的影响作用。但也存在不一致观点，如Goryshin等(1980)认为草地螟幼虫滞育主要受光周期调控而与温度和纬度无关，属长日照反应型；而Saulich等(1983)对前苏联两个气候区草地螟种群滞育的研究表明，草原区的草地螟幼虫滞育具有光周期反应特征，而森林-草原区的草地螟无论光周期如何变化，均发生早期滞育。因此推论温度节律对滞育的形成起主要作用。而国内对草地螟滞育缺乏系统研究，尽管有认为光周期和温度是影响草地螟滞育形成的主要因素(陈瑞鹿等，1987；田绍义和高世金，1987)，但这些结论主要是根据田间调查的结果，其实验数据不完整，所涉及的光周期和温度数量少，临界光周期也只是推论得出，而且也未具体阐明光周期和温度对草地螟滞育的交互作用，并且已有的研究均未能阐明草地螟幼虫滞育的敏感时期或敏感虫龄。因此，本项研究的目的在于进一步探讨光周期和温度对草地螟幼虫滞育诱导的影响，明确两者的交互作用和不同温度下的临界光周期，以及确定草地螟幼虫滞育的敏感时期和敏感虫龄，从而为阐明草地螟的滞育越冬规律以及提高预测预报和综合防治水平提供科学依据。

1　材料与方法

1.1　虫源及饲养方法

草地螟实验虫源采自河北省康保县(114°63′E，41°87′N)，经实验室内饲养繁殖几代后作为供试虫源。饲养温度为21±1℃，光照周期为L16∶D8，相对湿度为70%~80%。幼虫以灰菜*Chenopodium album* L.为饲料，成虫以5%的葡萄糖水补充营养，具体饲养方法参考罗礼智等(1993a，1993b)。

1.2　滞育诱导的光周期反应

实验在人工气候箱(浙江宁波产)内进行，设5个光周期4个温度共20个处理组合。光周期依次为L8∶D16，L10∶D14，L12∶D12，L14∶D10和L16∶D8，温度依次为18，22，26和30℃，相对湿度均为70%。1~5龄幼虫单头饲养于指形管中。每个处理重复3次，共处理幼虫100头左右。每天观察并更换饲料，记录幼虫蜕皮及发育情况。

1.3　幼虫滞育光周期敏感时期的确定

1.3.1　光周期对幼虫生长发育的影响：为确定草地螟滞育与非滞育的光周期条件，以便确定幼虫对光周期反应的敏感时期。根据已有文献报道的草地螟属于长日照反应型结果(陈瑞鹿等，1987)，将刚孵化的幼虫分别放在长光照(L16∶D8)和短光照(L10∶D14)，温度为21℃，相对湿度为70%的条件下饲养，观察其滞育情况。幼虫单头饲养于指形管(直径2 cm，长10 cm)中，每个处理幼虫50头左右，每天观察一次并更换饲料，记录幼虫蜕皮及发育情况。幼虫老熟后，在指形管中加入含水量10%的湿土供幼虫作茧，仍逐日观察，直至幼虫羽化出蛾，记录每日出蛾数量，待羽化结束后，剖茧观察，仍处于幼虫状态的个体即可视为滞育个体，记录滞育虫数。

1.3.2　敏感时期的测定方法：根据草地螟滞育与非滞育的光周期条件测定结果，在21℃条件下，草地螟在长光照(L16∶D8)和短光照(L10∶D14)的滞育率分别为0和90%。因此可以将此光周期作为测定幼虫对光周期敏感的实验条件。分别将草地螟卵孵化后不同天数以及不同龄期的幼虫进行长光照(L16∶D8)和短光照(L10∶D14)不同组合的交替处理，共16个处理(表2)每个处理重复3次，共处理幼虫100头左右。饲养条件同上，观察记录不同处理的滞育情况。

1.4　草地螟幼虫滞育的判断标准

理论上，草地螟前蛹的发育历期超过同一温度其他正常发育个体的历期达数倍以上者，即可划为滞育个体。由于草地螟幼虫老熟后即入土做茧，若要观察其化蛹情况需将土茧剖开，为避免剖茧操作对正常发育幼虫化蛹的影响，本实验待成虫羽化结

束后，剖茧观察，仍处于幼虫状态的个体即视为滞育个体。

1.5 数据统计分析

处理间不同参数经方差分析统计差异显著后，用 Duncans 氏多重比较方法进行显著性测定。滞育率数据在统计分析前进行反正弦转换。统计软件为 SPSS(V.11.5)。

2 结果与分析

2.1 滞育诱导的光周期反应

光周期对草地螟幼虫滞育具有显著的诱导作用(表1)。在4种温度条件下，当光照时间等于或短于14 h/d 时均会有滞育个体出现，而当光照时间为16 h/d 时，所有温度下的幼虫滞育率均为0，这表明草地螟幼虫滞育属于短日照滞育型。但幼虫滞育率并不随着光照时间的缩短而增加，在5种光周期中对草地螟幼虫滞育诱导最有效的光周期是 L12: D12，其次是 L8: D16，再次是 L10: D14 或 L14: D10，最差的是 L16: D8。这说明尽管短日照对草地螟幼虫滞育的诱导具有重要作用，但诱导效果却因光照时间的长短而存在差别，光照时间过短或过长均不利于其滞育。这种情况在其他昆虫的光周期反应中也出现过，如棉铃虫 *Helicoverpa armigera*(蒋明星等，1999)、桑螟 *Diaphania pyloalis*(白锡川等，2002)和美凤蝶 *Papilio memnon*(易传辉等，2007)。总体来说，在同一温度条件下，短光照有利于草地螟滞育，而长光照则有利于个体发育。

在同一光周期条件下，不同温度对草地螟幼虫滞育也有显著的影响。总体表现为随着温度的升高，幼虫滞育率逐渐下降。这一现象在光周期为 L10: D14 和 L14: D10(18℃除外)时最为明显，而在光周期为 L8: D16 和 L14: D10 时，18℃条件下幼虫滞育率均相对较低。这也表明温度对草地螟滞育的影响是伴随着光周期而起作用。通过对不同光周期和温度条件下的滞育率进行双因素方差分析结果表明，不仅光周期($F = 165.736$, $df = 4$)和温度($F = 46.355$, $df' = 3$)均对草地螟滞育率有显著影响，而且光周期和温度的交互作用显著($F = 14.550$, $df = 12$)。组间效应检验表明对草地螟滞育贡献大小依次为：光周期 > 温度 > 光周期与温度的交互作用。

表1 光周期和温度对草地螟滞育的影响

Table 1 Effects of photoperiod and temperature on diapause of *Loxostege sticticalis* larvae

光周期(L:D) Photoperiod	18℃		22℃		26℃		30℃	
	观察虫数 Number of individuals	滞育率(%) Diapause rate	观察虫数 Number of individuals	滞育率(%) Diapause rate	观察虫数 Number of individuals	滞育率(%) Diapause rate	观察虫数 Number of individuals	滞育率(%) Diapause rate
8 : 16	92	64.9 ±9.7 b	117	88.0 ±2.4 b	90	71.9 ±8.4 b	110	70.5 ±12.6 a
10 : 14	154	97.9 ±1.4 a	137	69.4 ±3.1 c	110	38.8 ±3.4 c	87	2.6 ±1.7 b
12 : 12	127	99.1 ±0.9 a	159	98.0 ±1.2 a	100	100.0 ±0.0 a	144	80.6 ±1.9 a
14 : 10	231	48.5 ±4.4 c	203	86.9 ±2.4 b	106	44.0 ±5.7 c	120	1.6 ±1.6 b
16 : 8	174	0.0 ±0.0 d	120	0.0 ±0.0 d	110	0.0 ±0.0 d	115	0.0 ±0.0 b

滞育率为平均数 ± 标准差，同一列不同字母为 Duncan 氏多重比较差异显著($P < 0.05$)，下同。Data are presented as mean ± *SD*. Data followed by different letters in the same column are significantly different by Duncan's multiple range test ($P < 0.05$). The same below.

2.2 临界光周期

草地螟滞育率的高低与光周期和温度密切相关(图1)。5种温度条件下幼虫滞育率最高时均出现在光周期为 L12: D12 下，其中温度为 18～26℃时滞育率能达到98%以上，即使是温度为30℃时的滞育率也能达80%以上，这进一步表明光周期对草地螟幼虫滞育起主导作用。随着光照时间的延长，各种温度条件下的幼虫滞育率迅速下降，尽管不同温度条件下幼虫滞育率下降的速度不同，其中30℃条件下幼虫滞育率下降最为明显(下降了79.0%)，18 和 26℃的次之，分别下降 50.6% 和 56.0%，22℃条件下下降了 11.1%。但光照时间达到 16 h 时，无论温度如何变化，其幼虫均不发生滞育。因此在草地螟生态光周期范围内(12～16 h 光照/ d)，

随着光照时间的延长，各种温度条件下草地螟幼虫滞育率均有不同程度的下降，光照时间达到 16 h 时，幼虫均不发生滞育，显示了典型的长日照型种类。根据不同温度条件下幼虫滞育率与光周期之间的关系，拟合的回归方程分别为 $y = -24.78x + 396.12$ ($R^2 = 0.9998$)、$y = -24.51x + 404.77$ ($R^2 = 0.8343$)、$y = 25x + 397.99$ ($R^2 = 0.9952$) 和 $y = -204.15x + 309.42$ ($R^2 = 0.7648$)。依据此方程求得 18，22，26 和 30℃条件下草地螟幼虫滞育的临界日长依次为 13.97，14.48，13.92 和 12.88 h。

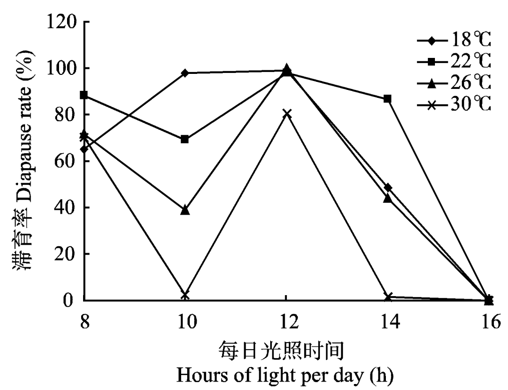


图 1　不同温度和光照下草地螟的滞育率

Fig. 1 Diapause rate of *Loxostege sticticalis* larvae under different temperature and illumination conditions

2.3　光周期对草地螟生长发育的影响

实验结果表明(图 2)，在 21℃条件下，长光照(L16: D8)能显著促进草地螟老熟幼虫化蛹，在所测试的 50 个个体中，所有幼虫均在 5 龄时入土作茧、化蛹，大部分幼虫在卵孵化后 15 d 即可化蛹，无滞育幼虫产生。而在短光照(L10: D14)下，大部分个体均发生老熟幼虫滞育，在卵孵化 30 d 后，仍有 90% 的幼虫处于滞育状态。尽管在这两种光周期条件下，草地螟 1 ~ 5 龄幼虫发育历期并没有显著差异($P > 0.05$)。

2.4　草地螟幼虫滞育的敏感时期

为明确草地螟滞育的光周期敏感时期，分别用长光照与短光照在草地螟卵期和幼虫孵化不同天数后进行交替处理，测定其滞育率变化，这种方法已被广泛用于以幼虫滞育的龄期较少且发育期较长的昆虫中(Shintani and Ishikawa, 1998；李文香等，2008)。草地螟滞育率随短光照天数的增加而上升(处理 9 ~ 16)，随短光照天数的减少而下降(处理 1 ~ 8)，表明短光照对草地螟滞育的诱导具有明显的累积作用(表 2)。具体来说：(1) 卵期处于短光照，幼虫期处于长光照，无个体滞育(处理 9)；反之，卵期处于长

表 2　草地螟不同生长发育时间感受长光照(L16:D8)和短光照(L10:D14)的反应滞育率

Table 2　The diapause rate at different developmental stages in *Loxostege sticticalis* after receiving long-day (L16:D8) and short-day (L10:D14)

处理编号 Treatment no.	卵期 Egg stage	幼虫孵化后天数(d) Days after hatching 1	3	5	7	9	11	13	17	观察虫数 Number of individuals	滞育率(%) Diapause rate
1	L	D	D	D	D	D	D	D	D	82	100.0 ± 0.0 a
2	L	L	D	D	D	D	D	D	D	103	98.3 ± 1.8 ab
3	L	L	L	D	D	D	D	D	D	78	94.8 ± 2.6 bc
4	L	L	L	L	D	D	D	D	D	63	90.0 ± 5.0 c
5	L	L	L	L	L	D	D	D	D	90	46.5 ± 11.0 e
6	L	L	L	L	L	L	D	D	D	60	40.0 ± 15.2 e
7	L	L	L	L	L	L	L	D	D	80	2.4 ± 1.2 f
8	L	L	L	L	L	L	L	L	D	74	2.8 ± 2.8 f
9	D	L	L	L	L	L	L	L	L	90	0.0 ± 0.0 f
10	D	D	L	L	L	L	L	L	L	98	0.0 ± 0.0 f
11	D	D	D	L	L	L	L	L	L	137	0.0 ± 0.0 f
12	D	D	D	D	L	L	L	L	L	89	0.0 ± 0.0 f
13	D	D	D	D	D	L	L	L	L	105	1.1 ± 1.1 f
14	D	D	D	D	D	D	L	L	L	92	2.9 ± 2.9 f
15	D	D	D	D	D	D	D	L	L	91	8.8 ± 4.0 f
16	D	D	D	D	D	D	D	D	L	103	75.9 ± 8.0 d

L 表示长光照(L16:D8)，D 表示短光照(L10:D14)。L represents long-day treatment (L16:D8) while D represents short-day treatment (L10:D14).

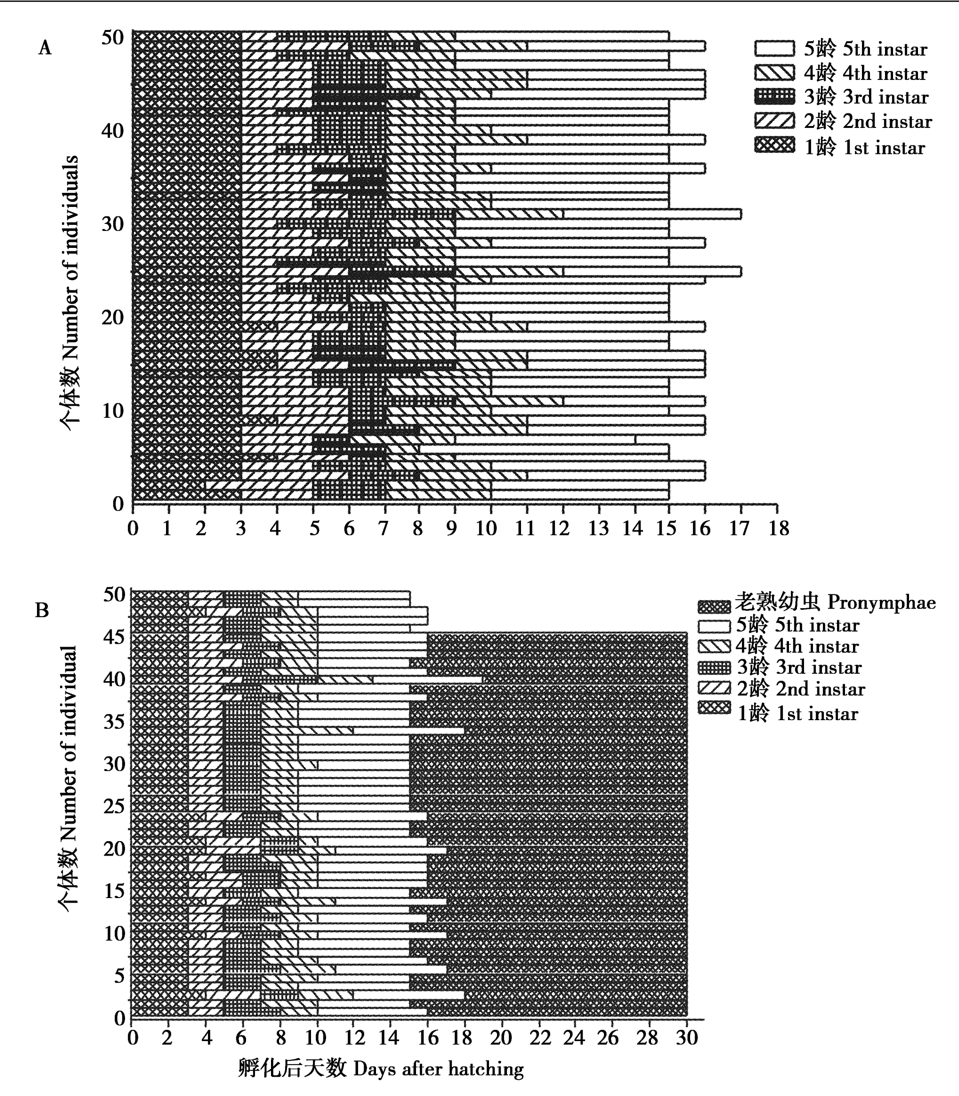


图 2 草地螟幼虫在 21℃，长光照（L16:D8）（A）和短光照（L10:D14）（B）条件下的生长发育

Fig. 2 Development of *Loxostege sticticalis* larvae under stationary long-day（L16:D8）（A）and short-day（L10:D14）（B）conditions at 21℃

每横条代表一个幼虫个体的发育过程。Each bar indicates the develpmental progress of the instar in individuals.

光照，幼虫期处于短光照，100% 个体滞育（处理 1），这说明卵期的光照长短与滞育诱导无关。（2）幼虫孵化后 1 ~3，5，7，9 及 11 d 处于短光照，其后处于长光照，滞育率均≤2.9%（处理 10 ~14），说明幼虫孵化后 1 ~11 d 对短光照不敏感。（3）幼虫孵化后 11 ~17 d 处于短光照，之前都处于长光照，滞育率可达 40.0%，说明幼虫孵化后 11 ~17 d 对短光照比较敏感（处理 6）。（4）幼虫孵化后 7 ~17 d 处于短光照，之前处于长光照，有90.0% 的个体进入滞育（处理4），此结果明显高于处理6（即孵化后 11 ~17 d 处于短光照）的滞育率40.0%，说明尽管幼虫孵化后 7 ~11 d 不是草地螟幼虫滞育的敏感时期，但该时期处于短光照对后期滞育的形成有十分重要的作用。由图 2（B）可知幼虫孵化后 7 ~11 d 大部分幼虫都处于 4 龄，而幼虫孵化后 11 ~17 d 绝大部分幼虫都处于 5 龄。由此推测草地螟滞育诱导的光周期敏感虫态为 5 龄幼虫，但是 4 龄幼虫接受短光照对滞育的形成有利。

3 讨论

草地螟不仅是一种远距离迁飞性农牧业害虫，而且其幼虫具有滞育特性，这表明草地螟在面临不良的环境条件时具有极强的时空适应特征，这也是其种群动态变化莫测、虫源基数和虫源关系复杂并经常暴发成灾的主要原因。已有资料表明，滞育的老熟幼虫是草地螟唯一越冬的方式（Pepper, 1938），也是其越冬区的形成以及虫源基数大小的

关键影响因素。因此，对草地螟滞育的形成条件及影响作用研究一直是明确其越冬区划、越冬基数以及来年发生危害区域和发生程度的重要前提，在草地螟种群的预测预报上具有重要意义。

我们的研究结果在肯定了草地螟是以老熟幼虫滞育的基础上，对 5 种光周期和 4 种温度条件下幼虫滞育率进行了系统的研究，明确了草地螟是一种短日照滞育型种类，当光照时间等于或短于 14 h/d 时都会有滞育个体出现，而当光照时间为 16 h/d 时，滞育率均为 0。但滞育率并不是随着光照时间的缩短而增大。在 5 种光周期中，对幼虫滞育诱导最有效的是 L12: D12，除高温 30℃条件下滞育率为 80.6%外，其余温度条件下滞育率均接近 100%。根据这一规律求得 5 种温度条件下的临界日长在 12～15 h 左右。但温度对草地螟临界光周期有明显的影响，随着温度的升高，临界日长会有所缩短，温度每升高 4℃，临界日长会缩短 1 h 左右。但是当温度低于 22℃后，临界日长保持在 14 h 左右，不再显著延长。

我国草地螟各主要发生危害区 2 代幼虫生长阶段多处于 18～22℃之间，发生期为每年的 8－9 月。查《天文年历》的民用蒙影晨昏时刻表（1998－2007 年）可知，每年 8 月上旬、中旬和下旬以及 9 月上旬和中旬的每日光照时数分别约为 15.02，14.35，14.18，13.75 和 13.30 h。此光周期与草地螟滞育的临界光周期十分接近，这也是每年 2 代草地螟幼虫能够顺利越冬的主要原因。这种低温和短光照对草地螟幼虫滞育的诱导及其交互作用对于明确我国华北、西北和东北地区草地螟的越冬区划以及每年在这些地区的越冬世代及其比例有重要作用，同时也是影响草地螟种群动态变化的重要因素，对草地螟在近年来全球气候变化新的背景下进行科学预测预报的重要依据。首先，滞育对草地螟越冬区域的分布有重要的影响作用。近年来对草地螟越冬区域的调查结果表明，其越冬区域呈现明显的范围扩大趋势。与上个暴发周期相比，不仅传统的主要越冬区（如河北北部、山西北部和内蒙古的中西部地区）范围有扩大趋势，而且在吉林西部、黑龙江西部以及内蒙古东部地区等地也越来越多地发现越冬虫源。另外，垂直越冬区域也表现出随着温度的升高，海拔呈上升趋势（未发表资料）。其次，滞育对草地螟种群动态的影响体现在越冬世代及其越冬比例的变化。近年来，随着暖冬的频繁出现，温度的升高不仅可缩短各虫态的发育历期，而且使临界光周期缩短，滞育临界时间推迟。导致部分幼虫化蛹出现在临界期之前，这部分幼虫会继续化蛹、羽化、产卵形成新的世代，导致原本以 1 代幼虫滞育的区域滞育比例下降，而 2 代幼虫滞育的时间适合当时滞育形成的条件，导致 2 代幼虫滞育比例升高，这也是近年来草地螟主要以 2 代幼虫滞育的主要原因之一。

尽管光周期对草地螟滞育的诱导有重要作用，但并不是所有生长发育阶段都对光周期敏感。本文首次揭示了草地螟幼虫滞育的敏感时期，并由此推测了敏感虫龄，即在 22℃条件下，草地螟幼虫孵化后的 11～17 d 为滞育的敏感时期，敏感虫态主要为 5 龄幼虫。尽管如此，草地螟幼虫对短光照的积累作用十分明显。随着短光照日数的减少，滞育率会有明显下降，当短光照日数减少到一定天数时，无论短日照出现在幼虫生长的哪个时期，滞育率都不会很高。这表明草地螟幼虫的滞育需要有一定时间的短日照积累才能完成，尽管 4 龄幼虫不是滞育的敏感虫态，但其发育期间接受短光照对滞育的形成及滞育率的提高有十分重要的作用。

参 考 文 献（References）

Bai XC, Yang HJ, Lu HY, Shen BH, 2002. Effect of photoperiod on diapause of *Diaphania pyloalis* in north district of Zhejiang province. *Science of Sericulture*, 28 (4) : 329－332. ［白锡川，杨海江，陆鸿英，沈柏鹤，2002. 光周期对浙北地区桑螟滞育的影响. 蚕业科学，28 (4) : 329－332］

Chen RL, Wang SY, Bao XZ, Sun YJ, 1987. Study on diapause of webworm, *Loxostege sticticalis*: Effect of photoperiod and temperature on development and diapause. *Acta Phytophylacica Sinica*, 14 (4) : 253－258.［陈瑞鹿，王素云，暴祥致，孙亚杰，1987. 草地螟滞育的研究：光照周期、温度与发育及滞育的关系. 植物保护学报，14 (4) : 253－258］

Goryshin NI, Saulitch TA, Volkovitch TA, Abdel-Hamid MA, 1980. The role of temperature and photoperiod in the regulation of the development and diapause of the meadow moth (*Loxostege sticticalis* L.). *Zoologicheskii Zhurnal*, 59(4) : 533－545.

Jiang MX, Xie LQ, Zhang XX, 1999. Characteristics of diapause induction of cotton bollworm. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 10 (1) : 60－62.［蒋明星，谢立群，张孝羲，1999. 棉铃虫的滞育诱导特性. 应用生态学报，10 (1) : 60－62］

Li WX, Li JC, Lu ZY, Liu XX, Zhang QW, 2008. Critical photoperiod and sensitive stage of diapause induction in *Microplitis mediator* (Haliday) (Hymenoptera: Braconidae). *Acta Entomol. Sin.*, 51 (6) : 635－639. ［李文香，李建成，路子云，刘小侠，张青文，2008. 中红侧沟茧蜂滞育临界光周期和敏感光照虫态的测定. 昆虫学报，51(6) : 635－639］

Luo LZ, 2004. The first generation of meadow moth will be outbreak in China. *Plant Protection*, 30(3): 86 – 88. [罗礼智, 2004. 我国 2004 年一代草地螟将暴发成灾. 植物保护, 30(3): 86 – 88]

Luo LZ, Li GB, 1993a. The threshold temperature, thermal constant and division of generation regions of meadow moth *Loxostege sticticalis* in China. *Acta Entomol. Sin.*, 36(3): 332 – 339. [罗礼智, 李光博, 1993a. 草地螟的发育起点温度、有效积温及世代区的划分. 昆虫学报, 36(3): 332 – 339]

Luo LZ, Li GB, 1993b. Effect of temperature on oviposition and longevity of the adult meadow moth, *Loxostege sticticalis* L. *Acta Entomol. Sin.*, 36(4): 459 – 463. [罗礼智, 李光博, 1993b. 温度对草地螟产卵与寿命的影响. 昆虫学报, 36(4): 459 – 463]

Luo LZ, Li GB, Cao YZ, 1996. The 3rd periodic outbreak cycle for the meadow moth in China is coming. *Plant Protection*, 22(5): 50 – 51. [罗礼智, 李光博, 曹亚忠, 1996. 草地螟第 3 个猖獗为害周期已经来临. 植物保护, 22(5): 50 – 51]

Luo LZ, Zhang HJ, Kang AG, 1998. Causes for outbreak of the meadow moth, *Loxostege sticticalis* in the Zhangjiakou region of Hebei province during 1977 production season. *Journal of Natural Disasters*, 7 (3) : 158 – 164. [罗礼智, 张红杰, 康爱国, 1998. 张家口 1997 年一代草地螟幼虫大发生原因分析. 自然灾害学报, 7(3): 158 – 164]

Pepper JH, 1938. The effect of certain climatic factors on the distribution of the beet webworm (*Loxostege sticticalis* L.) in North America. *Ecology*, 19(44): 565 – 571.

Qu XF, Shao ZR, Wang JQ, 1999. Analysis of periodic outbreak of meadow moth in agricultural and pastoral area of North China. *Entomological Knowledge*, 36(1): 11 – 14. [屈西锋, 邵振润, 王建强, 1999. 我国北方农牧区草地螟暴发周期特点及原因剖析. 昆虫知识, 36(1): 11 – 14]

Saulich AH, Volkovich TA, Goryshin NI, 1983. The photoperiodical control of development of *Loxostege sticticalis* in nature. *Zoologicheski Zhurnal*, 62(11): 1 663 – 1 675.

Shintani Y, Ishikawa Y, 1998. Photoperiodic control of larval diapause in the yellow-spotted longicorn beetle, *Psacothea hilaris*: Analysis by photoperiod manipulation. *Entomol. Exp. Appl.*, 86: 41 – 48.

Tian SY, Gao SJ, 1986. Studies on diapause of beet webworm. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 1(2): 105 – 110. [田绍义, 高世金, 1986. 草地螟滞育性的研究. 华北农学报, 1(2): 105 – 110]

Yi CH, Chen XM, Shi JY, Zhou CL, 2007. The effects of photoperiod and temperature on diapause inducing of the great mormon butterfly *Papilio memnon* Linnaeus. *Forest Research*, 20 (2) : 188 – 192. [易传辉, 陈晓鸣, 史军义, 周成理, 2007. 光周期和温度对美凤蝶滞育诱导的影响. 林业科学研究, 20 (2) : 188 – 192]

(责任编辑:袁德成)